



Universidad de Valladolid

FACULTAD DE CIENCIAS

Grado en Óptica y Optometría

MEMORIA TRABAJO FIN DE GRADO TITULADO

La visión del color en los seres humanos.

Presentado por: Guillermo Coria Cancelo.

Tutelado por: Alejandro Hernán Gloriani.

Tipo de TFG: Revisión bibliográfica.

En Valladolid a 8 de Enero de 2015

ÍNDICE.

1. RESUMEN.....	3
2. INTRODUCCIÓN.....	4
3. JUSTIFICACIÓN.....	5
4. OBJETIVOS.....	6
5. MATERIAL Y MÉTODOS.....	7
6. DESARROLLO.....	8
6.1 VISIÓN DEL COLOR.....	8
6.2 HUMAN TRICHROMACY REVISITED.....	18
7. DISCUSIÓN.....	23
8. CONCLUSIONES.....	25
9. BIBLIOGRAFÍA.....	26

1. RESUMEN.

La visión del color es un tema muy amplio. A lo largo de la historia, diversos autores se han centrado en este tema elaborando diferentes teorías. Hoy en día hay dos teorías principales sobre la visión del color en los seres humanos: la teoría tricromática y la teoría de los colores oponentes. La teoría tricromática se basa en que la absorción de fotones de una determinada longitud de onda, se lleva a cabo por tres fotopigmentos diferentes, situados en los tres tipos de conos. Esta información se envía a las siguientes capas de la retina y al núcleo geniculado lateral, donde se procesa de manera oponente en tres canales distintos: Rojo-Verde, Azul-Amarillo y Blanco-Negro, siendo este último, un canal acromático. En los últimos años, diversos estudios, están tratando de averiguar si pueden consolidar una teoría tetracromática para la percepción del color, incluyendo, además de los tres fotopigmentos de los conos, a la melanopsina. Parece ser que esta teoría cobra fuerza, sobre todo en la retina periférica, donde los valores predichos por la teoría tricromática se desvían de los estímulos cromáticos percibidos.

2. INTRODUCCIÓN.

En la actualidad, cualquier persona sana, está acostumbrada a discriminar el color sin ningún tipo de sorpresa. Esto, a lo largo de los años, nos ha permitido identificar objetos y tomar decisiones en función de su color, tarea muy importante para garantizar la supervivencia en épocas antiguas. El color está presente en todo lo que rodea nuestra vida cotidiana, ya que no concebimos el mundo sin la percepción del color. Lo más curioso es, que casi nadie se pregunta por qué una superficie posee un color determinado o cómo se produce el color en la pantalla de un televisor o de un ordenador.

Se da por hecho que el color está en los objetos y que no depende de nada más, pero no es así, estos no son de un color determinado. El color, como tal, no es una propiedad física de los objetos. La visión de los colores depende de luz que incide sobre los objetos, parte de la cual es absorbida y otra reflejada, llegando posteriormente al ojo, donde las distintas estructuras de la retina la captan y la envían al cerebro para ser interpretada.

Tomando como ejemplo un rosal: ¿son las flores rojas y las hojas verdes? o si las iluminamos con otro tipo de luz ¿se verán diferentes? Según la naturaleza cromática de la luz con la cual iluminemos el rosal, podremos verlo de una manera o de otra; si lo iluminamos con luz monocromática cercana a los 660 nm, luz roja, veremos la rosa de color rojo y las hojas de color negro. Esto sucede, debido a que la percepción del color depende de la longitud de onda con la que la luz llegue a nuestros ojos.

Para llegar a estas conclusiones, a lo largo de la historia, muchos autores como Young, Grassman o Hering, entre otros, han ido formulando diversas teorías sobre la visión del color, entre estas destacan la teoría tricromática y la teoría de los colores oponentes, que son las dos teorías fundamentales, que se aceptan hoy en día para explicar el funcionamiento de la visión del color en el ser humano.

En este trabajo, se explicarán los conceptos básicos y las teorías sobre la visión del color en los seres humanos que han ido apareciendo a lo largo de la historia. Luego, se seleccionará y analizará un artículo científico reciente que proponga o aporte alguna idea novedosa sobre esta cuestión. Por último, se comentarán estas dos partes y se discutirá sobre si esta nueva idea tiene cabida en la actualidad junto con las teorías ya demostradas sobre la visión del color.

3. JUSTIFICACIÓN.

Si bien en la actualidad, con los conocimientos acerca de los mecanismos que intervienen en la percepción del color en los seres humanos, se puede comprender y explicar la visión del color, este proceso continúa siendo muy complejo y aún hay un gran número de fenómenos y mecanismos que necesitan ser comprendidos y explicados. Sin embargo, con una gran cantidad de grupos de investigación abordando esta cuestión desde diferentes enfoques, en los últimos años, han ido surgiendo numerosos artículos científicos relacionados con la visión del color.

4. OBJETIVOS.

Objetivo general.

Desarrollar habilidades de iniciación a la investigación, planificando y realizando un trabajo de revisión bibliográfica.

Objetivos particulares.

Ahondar en la comprensión de la visión al color en los seres humanos, realizando una lectura crítica de bibliografía sobre dicho tema.

Adquirir entrenamiento en la búsqueda y análisis de artículos científicos novedosos relacionados, en este caso, a las teorías que explican la visión al color en los seres humanos.

5. MATERIAL Y MÉTODOS.

Utilizando diferentes fuentes de información, se ha llevado a cabo, una revisión bibliográfica sobre la visión del color en los seres humanos. En primer lugar, se ha procedido a la lectura del capítulo 5 del libro "Visual perception" de Steven H. Schwartz, obteniendo toda la información acerca de las diferentes teorías sobre la visión del color.

Para comprender mejor esta información y poder ampliarla, se han buscado diferentes artículos en las bases de datos de PubMed, WOK y Google académico con las palabras clave: "human color vision, human tetrasensitivity, melanopsin and tetrachromathy".

Finalmente, se ha seleccionado un artículo científico relacionado con la visión del color para realizar un análisis más profundo. El artículo escogido se titula: "Human trichromathy revisited" de los autores: Horiguchi et al.

Por último, se ha elaborado una memoria, destacando aquellos aspectos más relevantes en relación con los objetivos propuestos.

6. DESARROLLO.

6.1 VISIÓN DEL COLOR

La habilidad para discriminar colores, es algo, que los seres humanos hemos adquirido a lo largo de nuestra evolución. Gracias a esta habilidad podemos, por ejemplo, escoger un fruto determinado en lugar de escoger otro, evitar cosas que nos pueden resultar peligrosas e identificar objetos sobre un fondo determinado (contraste).

A lo largo de los últimos siglos, aunando conocimientos aportados desde diferentes campos de la ciencia tales como la anatomía, la fisiología, la psicofísica y la genética, se han ido desarrollando diferentes teorías sobre la visión del color, lográndose, de esta manera, avances muy importantes en la comprensión de los mecanismos implicados.

6.1.1 TEORÍA TRICROMÁTICA.

Sabemos que el color no es una propiedad física de los objetos como normalmente se piensa. El color es una percepción que depende de la longitud de onda del estímulo luminoso y las primeras teorías que se postularon proponían que para cada color hay un tipo de cono especializado. De este modo, tendría que haber miles de tipos de conos diferentes en todas las regiones de la retina, lo cual no parecía plausible. En 1802, Young propone que la información del color es codificada por un número limitado de conos, sugiriendo que este número podría ser tres, sentando así las bases de la **teoría tricromática**.

Una persona que tenga solo un tipo de conos (**monocromatismo**), no podrá distinguir los colores propiamente dichos. Puede llegar a clasificarlos, pero solamente gracias a la diferencia de brillo entre uno y otro. De este modo, las longitudes de onda cercanas a 500 nm parecen más brillantes que las que se encuentran cercanas a los 600 nm, que parecen más oscuras o tenues.

La persona con visión dicromática, posee dos tipos de conos (**dicromatismo**) y por lo tanto, dos fotopigmentos de conos con diferente sensibilidad espectral. Aunque estos fotopigmentos de los conos poseen el máximo de absorción para diferentes longitudes de onda, parte de sus curvas de sensibilidad espectral están solapadas.

Para saber si un sujeto puede o no distinguir entre dos estímulos luminosos monocromáticos (colores puros), se puede realizar el siguiente experimento psicofísico: Se seleccionan dos estímulos luminosos monocromáticos diferentes y se le pide al observador que ajuste la intensidad de uno de ellos hasta hacerlos coincidir. Si es capaz de hacerlos coincidir, se dice que este sujeto no es capaz de realizar la discriminación cromática entre estímulos con diferentes longitudes de onda. Un sujeto con dicromatismo siempre es capaz de distinguir entre dos estímulos luminosos

monocromáticos por sus diferentes longitudes de onda.

A continuación se realizan una serie de cambios en el experimento, presentando ahora un estímulo luminoso monocromático y otro, resultante de la suma de dos longitudes de onda diferentes (un estímulo que es una mezcla de dos estímulos monocromáticos). Variando la intensidad de cada componente monocromática de la mezcla de manera independiente, un sujeto con dicromatismo, podrá hacer coincidir ambos estímulos luminosos. Así, cuando dos estímulos son percibidos por el sujeto de la misma manera pero físicamente son diferentes, se dice que estos estímulos son **metámeros**.

Para poder explicar la teoría tricromática, se usan unos conceptos parecidos a los que usamos en el dicromatismo, pero ahora con tres fotopigmentos diferentes. La discriminación por longitud de onda con el tricromatismo es superior a la que se puede obtener con dicromatismo, aunque también tiene limitaciones.

6.1.2 LEYES DE GRASSMAN SOBRE LOS METÁMEROS.

Estas tres leyes son las que se encargan de describir la visión tricromática basándose en las propiedades aditiva, escalar y asociativa.

La **propiedad aditiva** sostiene que si se añade la misma radiación luminosa a dos metámeros, ambos permanecen metámeros. Supongamos dos estímulos o manchas de luz amarilla perceptualmente iguales, una monocromática de 570 nm y otra de una mezcla de longitudes de onda diferentes de 530 nm y 560 nm. Si se añade una cantidad igual de una radiación luminosa de 630 nm a cada estímulo, ambos siguen siendo metámeros, pero ahora son percibidos de color naranja.

La **propiedad escalar** está relacionada con la misma intensidad de los metámeros. Considerando los dos estímulos luminosos amarillos del ejemplo anterior, cada uno produce la misma cantidad de absorciones en los tres tipos de conos. Si las intensidades de ambos se incrementan de igual manera, cada estímulo sigue dando lugar al mismo número de absorciones, pero ahora este número es mayor y ambos parecerán más brillantes.

La **propiedad asociativa** afirma que la percepción de un estímulo luminoso cromático se mantendrá si este es sustituido por su metámero, es decir, cada metámero tiene el mismo efecto sobre el sistema visual.

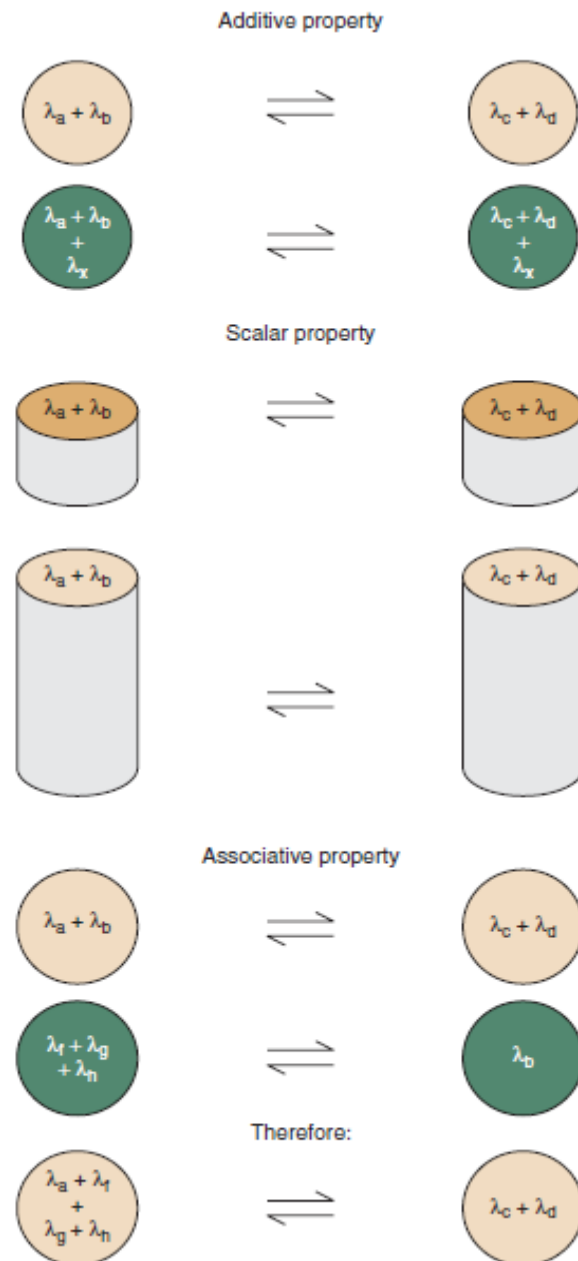


Figura 1. Leyes de Grassman. Propiedad aditiva, escalar y asociativa. Imagen del libro: "Visual perception" de Steven H. Schwartz.

6.1.3 ATRIBUTOS DEL COLOR.

El color, como tal, es un término muy amplio. Así, para describir adecuadamente sus propiedades, se recurre a varios subterminos: tono (también llamado matiz o croma), saturación y brillo (también llamado luminosidad).

El **tono** es la percepción que está relacionada con la longitud de onda. A modo de ejemplo, un estímulo luminoso monocromático de una longitud de onda de 540 nm tiene un tono verde, mientras que otro de 570 nm tiene un tono amarillo.

Saturación. Un color no saturado parece un color mezclado con blanco, vacío

de color, mientras que un color saturado se muestra más vivo o lleno de color. Un estímulo monocromático no tiene luz blanca añadida, por lo que se dice que tiene una pureza de 1.

Brillo. Es una propiedad de los colores que nos indica el aspecto luminoso del color estudiado. Cuanto más oscuro es el color que tenemos, la luminosidad es más débil y viceversa.

6.1.4 DISCRIMINACIÓN DE LONGITUD DE ONDA.

En determinadas regiones del espectro visible, los seres humanos son capaces de distinguir entre dos longitudes de onda cercanas. Para demostrar esto, se puede utilizar un estímulo luminoso puro al que se añade un pequeño incremento en la longitud de onda. Los resultados de este experimento se conocen como la curva "W".

Las regiones en las que mejor discriminamos dos estímulos luminosos cercanos son las que se encuentran alrededor de los 495 nm y los 590 nm. Así, un estímulo puro de 490 nm puede ser distinguible de uno de 495 nm, pero uno de 410 nm puede no serlo de uno de 415 nm.

6.1.5 CONSTANCIA DEL COLOR.

Se refiere a la apariencia del color casi constante ante el cambio de la iluminación del entorno, sin embargo, esta no es absoluta como ya hemos dicho antes. Si estamos observando un paisaje, podemos tener una idea de la hora del día debido a las diferentes condiciones de iluminación. La constancia del color no ha sido fisiológicamente aclarada.

6.1.6 BASES FISIOLÓGICAS DE LA VISIÓN DEL COLOR.

En el siglo XIX, Hering hizo una serie de observaciones importantes sobre la percepción de los colores. Señaló que el rojo y el verde no pueden verse al mismo tiempo, al igual que ocurría con el azul y el amarillo.

También observó que un estímulo cromático provoca una imagen residual o postimagen, de un color complementario al que la genera. Estas observaciones llevaron a Hering a postular que el color es procesado por los canales rojo-verde y azul-amarillo, que solo pueden codificar uno de los dos colores a la vez. También postuló que el brillo se codifica a través de un canal blanco-negro separado.

Otros autores como Hurvich y Jameson realizaron un experimento que sentó cuantitativamente las bases de la psicofísica de los procesos oponentes. El objetivo era determinar la fuerza de los componentes azul, amarillo, rojo y verde en los

mecanismos rojo-verde y azul-amarillo a partir de las longitudes de onda del espectro visible. Si se emite, por ejemplo, un estímulo luminoso 430 nm, color violeta, será el mecanismo del azul quien dé la respuesta más fuerte.

Los trabajos de Svaetichin ayudaron a terminar de dar forma a la teoría de los colores oponentes. Usando técnicas electrofisiológicas en retina de peces, descubrió que las células horizontales son excitadas por ciertas longitudes de onda e inhibidas por otras. Posteriormente, otros trabajos encontraron este mismo comportamiento oponente en células de la retina de primates y en el núcleo geniculado lateral (NGL).

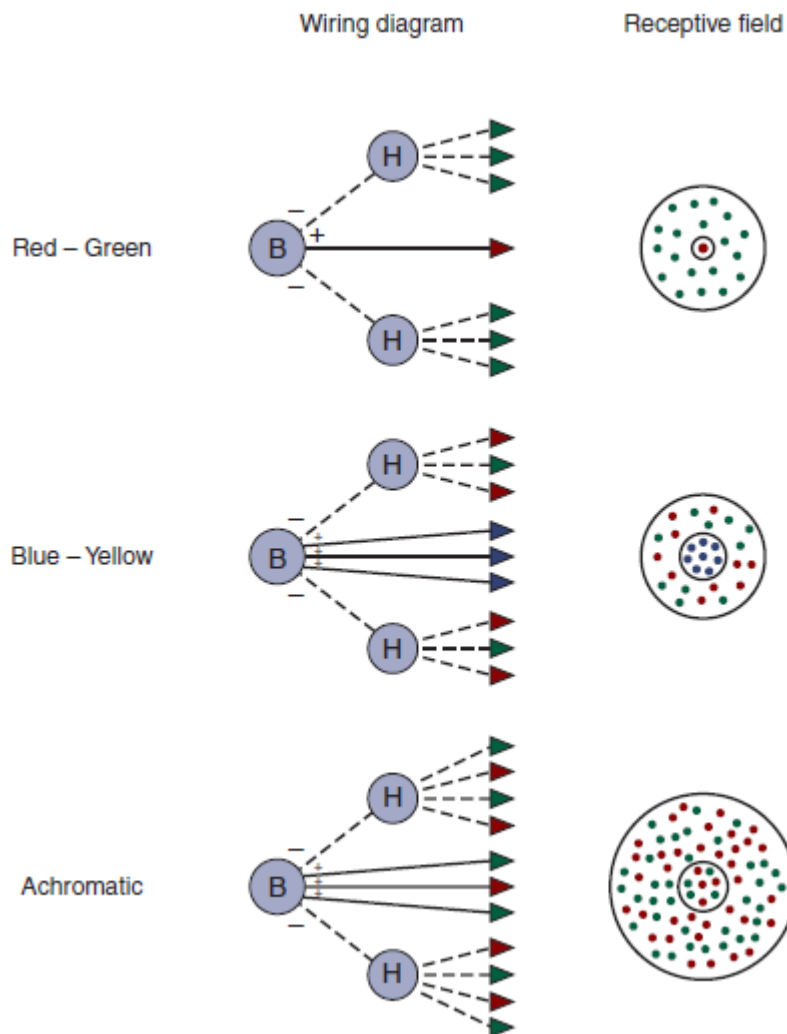


Figura 2. Modelo simplificado del proceso del color. Las sinapsis excitatorias se corresponden con signos + y las inhibitorias con signos -. Para la célula rojo-verde la parte excitatoria la forman conos L (centro) y la inhibitoria conos M (periferia.). Para la azul-amarillo la parte excitatoria los conos S (centro) y inhibitoria una mezcla de conos L-M (periferia.). . Imagen del libro: "Visual perception" de Steven H. Schwartz.

Hasta ahora se han establecido dos ideas centrales: la primera es que normalmente, la visión del color es tricromática, y la segunda, es que el procesamiento oponente (teoría de los colores oponentes) juega un papel muy importante en la codificación del color. A priori, parecería que estas dos ideas no son compatibles, sin embargo, no es así. La presencia de neuronas oponentes en la retina y el NGL revelan que la información tricromática proveniente de los fotorreceptores, se codifica de una manera oponente a nivel postreceptoral. Así, en los primates, las primeras células en ocuparse de esto son las bipolares.

Según la teoría de colores oponentes, la codificación de la información tricromática se explica de la siguiente manera: las señales provenientes de los conos L y M se oponen entre sí, generando células oponentes L-M, mientras que las señales de los conos S se oponen a una mezcla entre conos L y M, dando células oponentes S-(L+M).

Algunos investigadores creen que las células L-M y las S-(L+M) se dedican solo a la codificación del tono o matiz, sin tener ningún papel en el brillo, mientras que otros creen que tanto el brillo como el matiz son codificados por las mismas células (hipótesis de doble función).

La proyección visual retinocortical se organiza en tres vías principales: La parvocelular (incluyendo células oponentes rojo-verde), la magnocelular (sin neuronas oponentes) y la koniocelular (células oponentes azul-amarillo). Estas vías proporcionan detalle tanto de forma y movimiento como de color.

Finalmente, cabe destacar que todavía no está del todo claro si la información del brillo viene codificada por las neuronas oponentes de las vías parvocelular y koniocelular, o si la vía magnocelular interviene de alguna manera.

6.1.7 SISTEMA DE APARIENCIA DE COLOR DE MUNSELL.

El ser humano tiene una gran capacidad para discriminar el color. Hay cientos de colores que varían en tono, saturación y brillo, y con este sistema se los puede describir.

El sistema Munsell puede ser conceptualizado como un cilindro dispuesto en posición vertical. Así, el matiz varía a lo largo del perímetro con los colores primarios: rojo, amarillo, verde, azul y púrpura. La saturación se mide como el radio del cilindro desde el centro y toma valores entre 1 y 14 (el 14 es el más puro). Por último, el brillo varía a lo largo del eje vertical tomando valores entre 0 (mínima reflectancia) y 10 (máxima reflectancia).

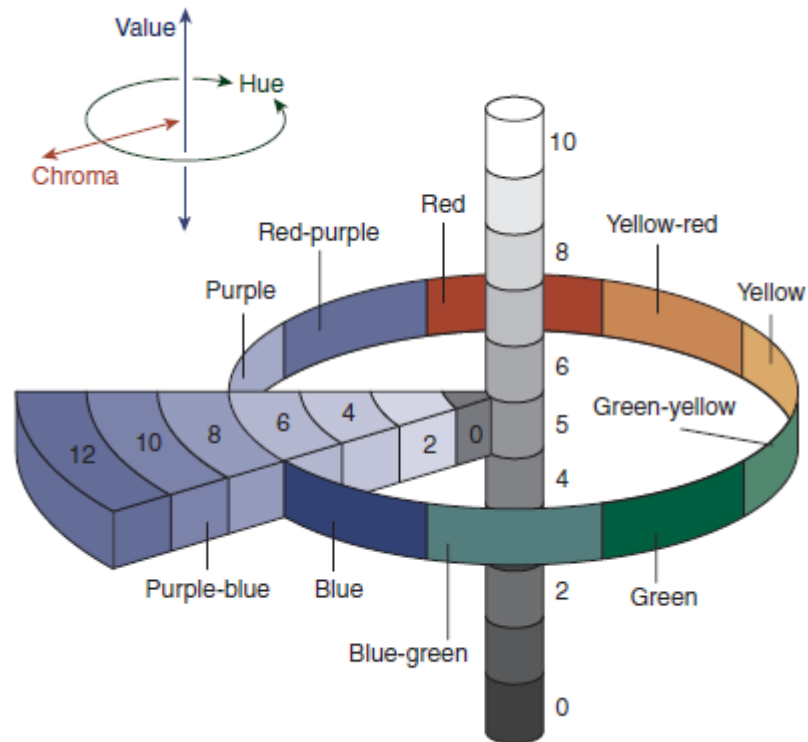


Figura 3. Sistema Munsell. El matiz aparece a lo largo del perímetro. La saturación es el radio del cilindro. El brillo se sitúa en el eje vertical. . *Imagen del libro: "Visual perception" de Steven H. Schwartz.*

6.1.8 SISTEMA CIE DE ESPECIFICACIÓN DEL COLOR.

Este sistema se basa en el tricromatismo de la visión: Un color es definido por las cantidades relativas de tres primarios que cuando se mezclan generan el color. Los tres primarios usados por este sistema de especificación del color no son colores reales, se utiliza una transformación matemática de primarios reales para evitar especificar cantidades negativas de los mismos.

6.1.8.1 Sistema R, G, B.

Para entender el sistema CIE es conveniente comenzar analizando el sistema de especificación del color R, G, B. Para esto, se puede realizar un experimento psicofísico usando un campo luminoso circular bipartito, donde a un lado se coloca un color puro, mientras que en el otro se colocan los primarios rojo, verde y azul, con longitudes de λ_R , λ_V y λ_A respectivamente. Las cantidades de estos tres primarios se ajustan hasta que dan una combinación que es percibida igual que la otra mitad del campo circular. Cuando este proceso se repite para cada longitud de onda a través de todo el espectro visible, se obtienen una serie de funciones, denominadas de igualación, que muestran la cantidad de cada primario (R, G, B) necesaria para percibir de la misma manera la mezcla de los mismos y un color puro de una determinada longitud de onda. La cantidad de cada primario requerida para lograr esto es denominada valor triestímulo.

El problema con este sistema es que, en ciertas regiones del espectro visible, siempre se necesitarán cantidades negativas de alguno de los primarios para lograr la igualación. Así, el sistema CIE surge como una alternativa para evitar este problema.

Utilizando algebra matricial, es posible transformar un conjunto de funciones de igualación en otro. En el sistema CIE, las funciones de igualación para los primarios R, G y B son transformadas para los tres primarios imaginarios llamados X, Y y Z, con valores siempre positivos.

El diagrama de cromaticidad CIE muestra las cantidades relativas de primarios imaginarios requeridos para igualar cualquier color real. Este diagrama está construido mediante la conversión de los valores triestímulo a unidades relativas denominadas ahora coordenadas cromáticas.

Los valores triestímulo se escriben con las letras mayúsculas, mientras que los valores de cromaticidad se escriben con minúsculas. Las siguientes ecuaciones muestran la relación entre los valores triestímulo y las coordenadas cromáticas:

$$x = \frac{X}{X+Y+Z}$$

$$y = \frac{Y}{X+Y+Z}$$

$$z = \frac{Z}{X+Y+Z}$$

$$\text{DONDE: } x + y + z = 1$$

La suma de coordenadas de cromaticidad debe ser igual a 1, por lo que, si se conocen dos coordenadas, se conoce la tercera.

Dentro del diagrama CIE están todos los colores físicamente reproducibles (al no ser físicamente realizables, los primarios X, Y y Z no aparecen en dicho diagrama). Las tonalidades o matices espectrales puros (monocromáticos) están a lo largo del perímetro (locus espectral), sin embargo, los púrpuras no son monocromáticos sino que son producidos por una mezcla de azul y rojo, es por esto que a la línea recta que une la longitud de onda de 380 nm y 700 nm se la conoce como línea de los púrpuras no espectrales. El blanco cae en el centro del diagrama y es representado como W.

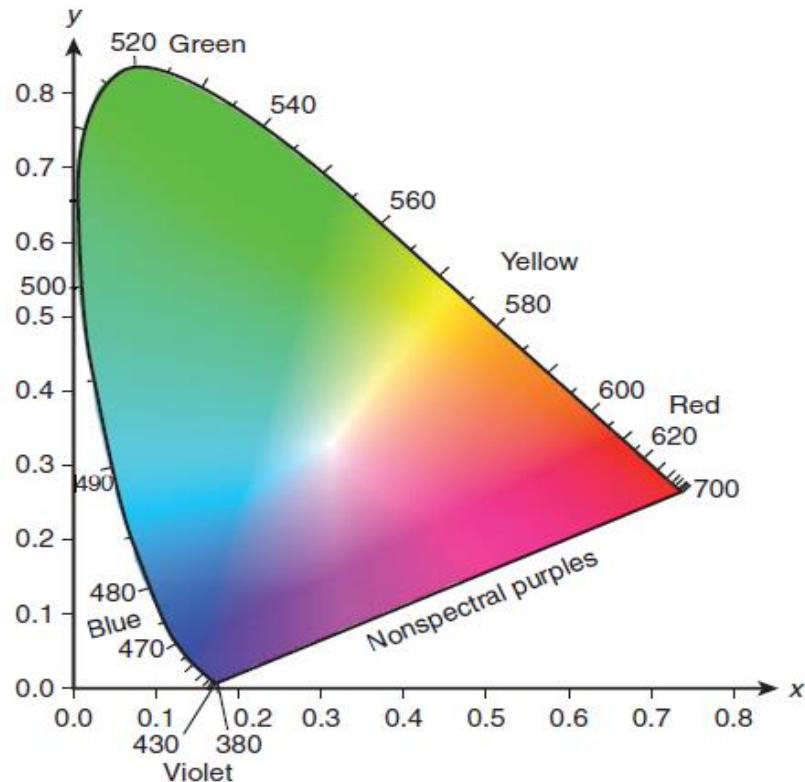


Figura 4. Diagrama CIE. Los matices espectrales puros se encuentran a lo largo del perímetro. A la línea recta que une la longitud de onda de 380 nm y 700 nm se la conoce como línea de los púrpuras no espectrales. El blanco se encuentra en el centro. Imagen del libro: "Visual perception" de Steven H. Schwartz.

Este diagrama es muy útil para comprender las deficiencias en la visión del color así como también para el cálculo de mezclas de color. Por ejemplo, si queremos una mezcla de luz cromática con igual cantidad de 510 nm y 560 nm, hay que conectar estos dos puntos en el diagrama mediante una línea recta. La mezcla resultante cae en el punto medio representado por M. Para especificar esta mezcla conectamos M con W, el punto que representa el blanco, y extendemos esta línea hasta el perímetro del diagrama. En este caso se cruza con 530 nm, lo que se llama **longitud de onda dominante**. La distancia relativa de la muestra a lo largo de la línea que conecta W con el perímetro del diagrama es una medida de su pureza colorimétrica y se denomina **pureza de excitación**. Mientras más cercano a 1 sea su valor, más cerca del perímetro estará la mezcla y más puro será.

$$M = \frac{a}{a+b} = 0.75$$

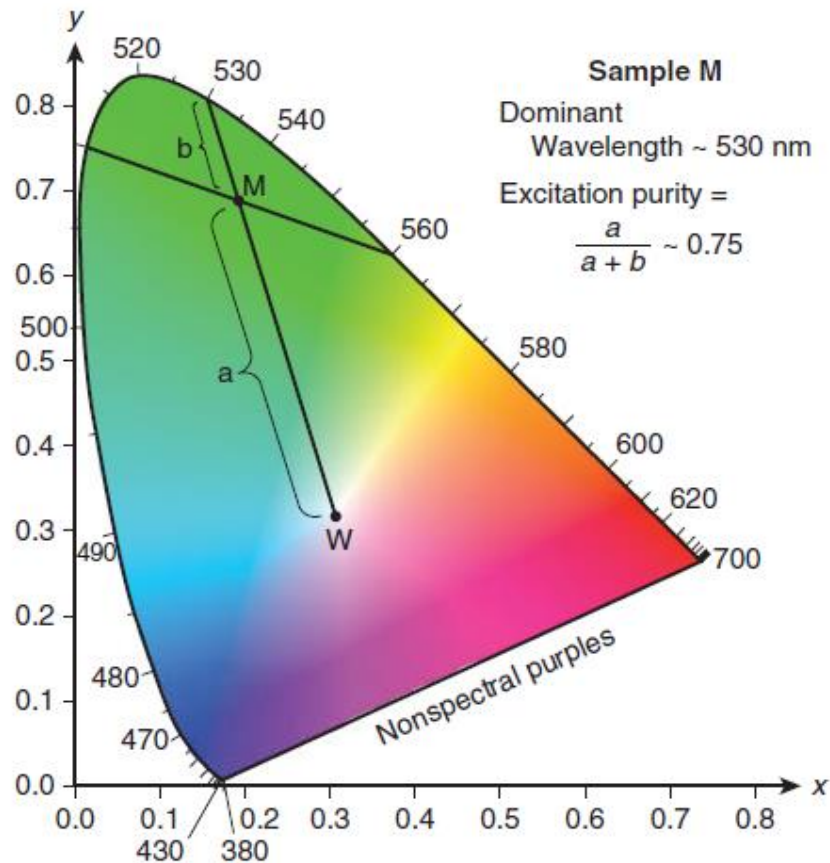


Figura 5. Igua cantidad de 510 nm y 560 nm dan una mezcla de luz cromática con una longitud de onda dominante de 530 nm y con una pureza de excitación de 0.75. Imagen del libro: "Visual perception" de Steven H. Schwartz.

Con este diagrama también se pueden calcular los colores complementarios, que son aquellos cuya resultante, si se mezclan, es el blanco. Dada una determinada longitud de onda, para hallar el complementario, basta conectar esta con el punto blanco W y prolongarla hacia el otro lado hasta cortar el perímetro del diagrama.

6.1.8.2 El color blanco.

Hasta ahora hemos asumido que el color blanco es un único punto en el diagrama, sin embargo, hay una distribución espacial a la que se puede denominar **blanco**. De este modo, aparecen diversas variantes del blanco formadas por iluminantes con diferentes temperaturas de color, conformando un arco denominado: **curva de Plank**.

6.1.8.3 Resumen del sistema cie.

1. El diagrama CIE especifica las cantidades relativas de primarios necesarias para igualar una muestra de color.

2. Los primarios del CIE no existen realmente, es decir, no son físicamente realizables, son imaginarios.

3. El sistema CIE utiliza primarios para evitar el uso de cantidades negativas.

4. Cualquier conjunto de funciones de igualación de color, reales o imaginarias, se puede convertir en otro conjunto de funciones reales o imaginarias.

5.2 VISIÓN TRICROMATHY REVISITED.

En este artículo se estudia la posibilidad de que la melanopsina, fotopigmento presente en algunas células ganglionares, intervenga en la percepción visual, para ello, los autores utilizan umbrales de percepción obtenidos con un fotoestimulador de cuatro primarios. Los valores de los umbrales medidos en la fóvea se pueden explicar con la teoría tricromática, mientras que en la periferia, donde se encuentra la melanopsina, y para niveles fotópicos de luminancia, los valores de los umbrales medios se desvían de esta teoría. Así, los autores proponen que esto podría ser debido a la contribución de la melanopsina en el proceso de percepción visual.

El descubrimiento de la presencia de un fotopigmento dentro de las células ganglionares fue sorprendente. De las investigaciones realizadas se conoce que las señales debidas a la estimulación de la melanopsina están relacionadas con el reflejo pupilar y la regulación de los ritmos circadianos, pero hasta ahora no se la había relacionado con los procesos de percepción visual propiamente dichos. Esto no quiere decir que puedan percibirse estímulos luminosos sólo con las absorciones de la melanopsina, pero sí que estas pueden influir en la detección y discriminación del brillo.

Para analizar si la melanopsina contribuye en la visión cromática en el rango fotópico es necesario usar, al menos cuatro primarios. Esto es así, porque para evaluar sólo la respuesta de un tipo de fotorreceptor es necesario aislar a los otros.

En la teoría tricromática, si la sensibilidad depende de tres fotopigmentos, debe haber una combinación de los cuatro primarios seleccionados que sea invisible. Este estímulo invisible no producirá absorciones en los fotopigmentos de los conos, por lo que nos referiremos a estos conos como silenciados.

6.2.1 MÉTODOS.

Algunas cuestiones a tener en cuenta:

- Las curvas de absorción de la rodopsina (bastones) y la melanopsina son muy similares.
- Para averiguar si en la percepción del color intervienen cuatro fotopigmentos son necesarios cuatro primarios.

- Dos estímulos luminosos, metámeros en la periferia, no lo son en fovea.

Sujetos:

En los experimentos participaron cinco observadores: uno masculino de 33 años y uno femenino de 30 años (S1 y S2) en medidas foveales y periféricas, un observador masculino de 26 años sólo en experimentos periféricos (S3) y dos sujetos masculinos (S4 y S5) para algunas medidas adicionales. Además de campo visual (CV) normal, todos tenían una visión normal del color de acuerdo con el test de Ishihara. Los observadores S1, S2 y S5 usaron su corrección habitual mediante lentes de contacto de hidrogel (LCH).

Aparato y estímulo.

La fuente de luz se obtiene mediante la mezcla de la luz emitida por seis LEDs, de alta intensidad con picos espectrales en 447,5 nm (azul real), 470 nm (azul), 505 nm (cian), 530 nm (verde), 590 nm (ámbar) y 627 nm (rojo). Como ya se ha mencionado, para probar la hipótesis de tres o cuatro fotopigmentos, es necesario utilizar tres o cuatro primarios respectivamente. Así, en lugar de eliminar dos o tres LEDs, los experimentos se realizaron con cuatro primarios sintéticos, resultantes de la suma de la luz de los seis LEDs.

Para las medidas foveales se utilizó un estímulo que subtendía un ángulo visual de 1º, mientras que para las medidas periféricas, se utilizó un estímulo que subtendía un ángulo de 20º, trabajando a una excentricidad de 30º.

Procedimiento psicofísico.

Se usó el método psicofísico de elección forzada entre dos estímulos, variando el contraste en cada caso siguiendo el método de escaleras.

Implementación de la teoría del color.

Los cuatro primarios se definen por cuatro distribuciones de densidad espectral de potencia, el fondo se establece en un nivel medio de intensidad y los contrastes necesarios para silenciar a los conos se calculan mediante una transformación lineal de las intensidades.

Para trabajar con los diferentes modelos se utilizó la notación matricial, la cual tiene la ventaja de que las relaciones se expresan de una manera que es independiente del número de primarios y de fotopigmentos.

6.2.2 RESULTADOS.

Primero se examinan las predicciones tricromáticas para los umbrales de detección medidos en la fovea y posteriormente en periferia.

El modelo tricromático y la sensibilidad foveal.

Los datos foveales se explican perfectamente con la teoría tricromática. Así, cuando se presenta un estímulo que según esta teoría debería silenciar a los conos, efectivamente este no es percibido. De este modo, un modelo tetracromático no mejora significativamente el ajuste del modelo tricromático.

El tricromatismo y la visión periférica.

En contraste con los ajustes tricromáticos en fovea, los estímulos invisibles predichos por el modelo tricromático en la periferia no silencian a los fotorreceptores, en otras palabras, el observador es capaz de percibir el estímulo cuando en realidad no debería percibirlo.

Es necesario un cuarto fotopigmento para explicar la sensibilidad periférica.

Analizando diferentes opciones para ajustar los resultados obtenidos en la periferia, con el modelo tricromático, no se ha podido encontrar un conjunto de parámetros capaz de silenciar a los conos. De este modo, se llega a la conclusión de que el modelo tricromático falla en la periferia de la retina. Ahora bien, si un cuarto fotopigmento contribuyera en la sensibilidad periférica, la mayor desviación del modelo tricromático debería ocurrir cuando la longitud de onda dominante del estímulo coincidiera con la máxima sensibilidad espectral de dicho fotopigmento.

Se podría decir que, tras realizar medidas foveales y periféricas, y usando diferentes modelos para ajustar los datos, el ajuste con el modelo dicromático es pobre en ambos casos. En fovea, hay poca diferencia entre el modelo tricromático y el tetracromático, mientras que, en la periferia, el tetracromático proporciona el mejor ajuste.

7. DISCUSIÓN.

Las distintas teorías descritas permiten explicar la visión del color de una manera clara, sobre todo en la fovea. A día de hoy, entendemos que la visión del color se lleva a cabo de una manera tricromática, es decir, gracias a tres tipos de fotopigmentos diferentes que aparecen en los conos. Fue Young, en 1802, el que da forma a esta teoría, dejando a un lado la posibilidad de que el monocromatismo y el dicromatismo pudieran ser las teorías correctas (1, 2).

La teoría tricromática guarda una estrecha relación con las leyes de Grassman sobre los metámeros y se complementa con varias observaciones y teorías que fueron apareciendo con los años. La más importante de estas, es la teoría de los colores oponentes. Estas dos, son compatibles, ya que se ha demostrado que la información que recogen los tres fotopigmentos de los conos se procesa de manera oponente en las últimas capas de la retina y en el NGL. Finalmente, la proyección visual retinocortical se organiza en tres vías distintas: parvocelular, magnocelular y koniocelular (1, 2, 4, 5).

En el artículo científico analizado, se realizan, primero, predicciones tricromáticas y posteriormente tetracromáticas, tanto en fovea como en periferia. En fovea, la teoría tricromática basta, mientras que en periferia los estímulos invisibles del modelo tricromático no silencian a los fotorreceptores. De esta forma, en la periferia, el mejor ajuste lo proporciona el modelo tetracromático, proponiendo como cuarto fotopigmento a la melanopsina (3).

Así, a partir de las medidas realizadas, se sugiere que las señales producidas por las absorciones de la melanopsina pueden ser detectadas y podrían influir en la percepción visual (3, 6).

Se mencionan tres hallazgos experimentales principales. En primer lugar, que la teoría tricromática basada en tres fotopigmentos de conos explica las medidas cromáticas foveales. En segundo lugar, que los umbrales medidos en la periferia, son inconsistentes con la teoría que explica la sensibilidad en esta zona de la retina sólo por la absorción de los fotopigmentos de los conos. Por último, la posibilidad de que un cuarto tipo de fotopigmento contribuya en la percepción de estímulos intermitentes con frecuencias cercanas a los 40 Hz en retina periférica (3).

Este cuarto fotopigmento sería la melanopsina, que se encuentra fundamentalmente en las células ganglionares (aunque tan solo un 2% de estas tienen melanopsina). Fue en el año 1923, cuando comenzaron a estudiarse como células fotosensibles, sin embargo, estos estudios cayeron en el olvido, retomándose con fuerza en la década de los 90 (7). Las células ganglionares son las encargadas de recoger la información que se codifica en la retina y proyectarla hacia el encéfalo a través

de impulsos nerviosos. Sin embargo, un pequeño grupo de estas células poseen, además melanopsina, fotopigmento que al igual que el de conos y bastones, permite transformar estímulos luminosos en impulsos nerviosos (5).

Las principales funciones de la melanopsina consisten en enviar información lumínica a nuestro reloj biológico para adecuar los ritmos circadianos a la luz del día, para regular ritmos de sueño y del despertar, el tamaño de la pupila y la secreción de melatonina (5, 8).

Pasando a la cuestión de si la melanopsina interviene o no en la percepción visual, hay trabajos como el de Berson et al. (2002) o el de Zaidi et al (2007) que sostienen que sí lo hace. Berson y colaboradores afirman en su trabajo que los conos y los bastones no son las únicas células fotosensibles del ojo y dice que, gracias a esta fotosensibilidad, la melanopsina puede percibir el brillo y la claridad (8, 9, 10).

Zaidi y colaboradores fueron un poco más lejos y hallaron que la melanopsina es excitada sobre todo por la luz azul del espectro visible, aunque su mecanismo de transducción aún no se entienda completamente. En el año 2007, realizaron experimentos en personas con enfermedades que habían derivado en una distrofia de conos severa, entendiéndose por severa la incapacidad de percepción de luz. Observaron que durante 10 segundos, un estímulo luminoso de 481 nm era capaz de producir una sensación consciente, mientras que otras longitudes de onda no lo conseguían (3, 7, 9).

Distintas investigaciones también establecieron que hay melanopsina en diferentes conos de la retina periférica aunque no se conoce muy bien su función. Estos conos melanopsínicos (sólo con melanopsina como fotopigmento) fueron detectados en excentricidades cercanas a los 20° dispuestos de una manera muy dispersa (5 a 25 conos/mm²) y aún no se sabe si contribuyen con alguna señal fisiológica significativa (3).

Lo que está claro es que melanopsina es un fotopigmento, aunque sea algo distinto a los presentes en conos y bastones. Posee dos máximos de sensibilidad espectral diferentes, uno a 481 nm y otro a 587 nm, cuyo cambio de equilibrio entre uno u otro estado puede afectar a la excitabilidad de las células ganglionares melanopsínicas y producir una señal perceptible (3, 6).

La biestabilidad de la melanopsina hace difícil estimar el número de absorciones visualmente eficaces, ya que esto depende de la proporción de las moléculas en uno u otro estado. Diseñando estímulos para modular sólo las absorciones de este fotopigmento, algunos investigadores han reportado que los observadores no son capaces de percibirlos, aunque se pueden comprobar sus efectos en la modulación del tamaño pupilar. Otros han reportado que la melanopsina afecta a la percepción de brillo, aunque no influye en la percepción del color (3, 6, 11).

Hablando de un modelo con cuatro fotopigmentos surge la duda sobre si este podría ser la rodopsina de los bastones en lugar de la melanopsina. Teniendo en cuenta la óptica ocular, el pico de absorción de la rodopsina es de 503 nm y el de la melanopsina de 489 nm. Estando los picos tan próximos, resulta prácticamente imposible diseñar un estímulo luminoso con unas características espectrales tales que estimule sólo a la melanopsina y no a la rodopsina. Sin embargo, a partir del conocimiento acumulado sobre la rodopsina en condiciones fotópicas, parece muy poco probable que esta sea el cuarto fotopigmento que contribuya a la detección de la luz en la retina periférica (3).

Cabe destacar que hay una serie de conceptos que no quedan bien explicados en el artículo analizado, como por ejemplo, la manera de aislar los fotorreceptores de distintos observadores sin una calibración psicofísica específica para cada uno. Cuando se utiliza el fotoestimulador, es necesario estar seguro que se está estimulando sólo al tipo fotorreceptor que se quiere y para esto, es necesario realizar diversas calibraciones para cada sujeto (12).

Como alternativa, los autores proponen la corrección de las medidas obtenidas para los distintos observadores. Sin embargo, esto no garantiza que las respuestas medidas sean sólo del tipo de fotorreceptor que se está estudiando, así como tampoco aseguran su calidad. Además, todos los aparatos usados deberían recalibrarse ante los diferentes sujetos que se utilizan en la investigación, ya que estos pueden presentar diferencias en cuanto al espesor y o la densidad de los medios oculares, como la córnea o el vítreo.

Como hemos visto, son numerosas las evidencias que indican que la melanopsina participa en la percepción visual, sin embargo, el debate permanece abierto. El estudio de las células ganglionares con capacidad fotorreceptora ha abierto nuevas líneas de investigación, no solo sobre la melanopsina y sus funciones, sino también sobre otros tipos de fotopigmentos presentes en distintos tipos de células humanas. Así, a pesar de todo el conocimiento que se tiene sobre la retina y sobre la percepción del color, ambos siguen estando los principales objetos de estudio para los investigadores dedicados a las ciencias de la visión.

8. CONCLUSIONES.

1. Se ha adquirido entrenamiento en la búsqueda y organización de la información necesaria para realizar un trabajo de revisión bibliográfica.

2. Tras haber estudiado las diferentes teorías sobre la visión del color, se han comprendido y desarrollado los conceptos principales.

3. A partir del análisis del artículo científico seleccionado, así como de material bibliográfico complementario, se ha profundizado sobre la melanopsina y sus implicaciones en el sistema visual.

9. BIBLIOGRAFÍA.

1. Schwartz S. Color vision; En: Steven H. Schwartz; Visual perception. A clinical orientation; New York: Mcgraw Hill; 2010; Pag. 93-129.
2. Psicología de la percepción visual. Teoría explicativas de la visión del color. <http://www.ub.edu/pa1/node/57> (3 de noviembre de 2014).
2. Horiguchi H, Winaver J, Dougherty R, Wendell B. Human trichromacy revisited. 2012. <http://www.pnas.org/content/110/3/E260.full> (18 de noviembre de 2014).
3. Hyperphysics. Sistema de color C.I.E. <http://hyperphysics.phy-astr.gsu.edu/hbasees/vision/cie.html> (12 de noviembre de 2014)
4. Hyperphysics. Percepción del color. <http://hyperphysics.phy-astr.gsu.edu/hbasees/vision/colper.html> (3 de noviembre de 2014).
5. Perez JA, Lane B. Las células con melanopsina: Nuevos fotorreceptores en la retina de los vertebrados. http://computo.sid.unam.mx/Bioquimica/PDF/2009/01/f_2oArticulo.pdf
6. Campodocs. Células ganglionares fotosensibles. http://campodocs.com/articulos-para-saber-mas/article_54998.html
7. Xudong Qiu, Kwoong Wong. Melanopsina juega un papel clave en el funcionamiento interno del ojo. <http://www.news-medical.net/news/2005/01/26/42/Spanish.aspx>
8. Agencia iberoamericana para la difusión de la ciencia y la tecnología. Investigan las funciones de un fotorreceptor descubierto recientemente: La melanopsina. <http://www.dicyt.com/noticias/investigan-las-funciones-de-un-fotorreceptor-descubierto-recientemente-la-melanopsina>
9. Zaidi FH, et al. (2007) Short-wavelength light sensitivity of circadian, pupillary, and visual awareness in humans lacking an outer retina. *Curr Biol* 17(24):2122–2128.
10. Berson DM, Dunn FA, Takao M (2002) Phototransduction by retinal ganglion cells that set the circadian clock. *Science* 295(5557):1070–1073.
11. Brown TM, et al. (2012) Melanopsin-based brightness discrimination in mice and humans. *Curr Biol* 22(12):1134–1141.
12. A Zele, M Maynard, B Feigl. Rod and cone pathway signaling and interaction under mesopic illumination. *Journal of vision*. 2013; 13:21, 1-19.